バクテリアコロニーモデルのスポットパターンについて (生物数学の理論とその応用)

AUTHOR(S):

佐々木, 徹; 宮田, 進

数理解析研究所講究録 1432 巻 2005 年 201-205

バクテリアコロニーモデルのスポットパターンについて

岡山大学・環境理工学部　佐々木 徹 (Toru Sasaki)
Department of Mathematical and Environmental Sciences, Okayama University
日本総研　宮田 進 (Susumu Miyata)
The Japan Reserch Instutute Limited

1　始めに

本稿では, 走化性のある大腸菌の形成するスポットパターンを記述するモデルにおいて, スポット間の間隔を評価する.

ここで解析するモデルは, 川崎, 重定 [1] で提唱されたものである. 本稿では空間 1 次元の場合において, このモデルの形成するスポットの間隔を調べる.

スポット間隔を調べる方法は, Myerscough and Murray [3] の方法を用いる. この方法は, 空間一様な定常解のまわりで方程式系の線形近似を行い, 線形方程式系の指数解の重ね合わせによってできる解の振動を調べる. その際, 振動の先端に着目し, 独立変数の自由度を下げる. そして最急勾配法を用いて, スポット形成の先端の速度と振動数を求める. また, 得られた結果は数値解と比較することにより検証する.

なお, ここで扱うモデルは, [3] のモデルと若干異なり, そのため [3] の解析よりも計算はかなり複雑になる. 解析の詳細は [2] を見られたい.

2　モデルとその線形化

重定, 川崎 [1] で提唱されたモデルを無次元化すると, 以下のようになる.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \gamma\frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{\partial c/\partial x}{(c+1)^2}u\right) + (\varepsilon - u)u, \tag{1}$$

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \alpha u - \beta c, \tag{2}$$

ただし, u はバクテリアの密度, c は走化性物質の濃度である. 式 (1) の右辺において, 第 2 項が走化性による flux, 第 3 項がバクテリアの増殖を表している.

方程式系 (2) は空間一様な定常解

$$u_0 = \varepsilon, \quad c_o = \frac{\alpha}{\beta} u_0 = \frac{\alpha}{\beta}\varepsilon. \tag{3}$$

を持っている. ここで,

$$g = u - u_0, \quad w = c - c_0. \tag{4}$$

とおき, 線形近似

$$\frac{\partial g}{\partial t} = D\frac{\partial^2 g}{\partial x^2} - \nu \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} - \varepsilon g, \tag{5}$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \alpha g - \beta w \tag{6}$$

を得る. ただし,

$$\nu = \frac{\gamma\varepsilon\beta^2}{(\beta + \alpha\varepsilon)^2} \tag{7}$$

とおいている.

3 線型方程式の解, 分散関係式

線形化方程式 (6) の指数解

$$\begin{aligned} g(x,t) &= c_1 \exp(ikx + \sigma t), \\ w(x,t) &= c_2 \exp(ikx + \sigma t) \end{aligned} \tag{8}$$

において, 分散関係式

$$\sigma^2 + \{k^2(D+1) + \varepsilon + \beta\}\sigma + (Dk^2 + \varepsilon)(k^2 + \beta) - \alpha\nu k^2 = 0 \tag{9}$$

が成り立っていなくてはならない. これにより, σ は k^2 の関数として定まる. この指数解を用いて, 方程式系 (5), (6) の解

$$g(x,t) = \int_{-\infty}^{\infty} A(k) \exp(ikx + \sigma(k^2)t) dk \tag{10}$$

を得る.

なお, スポットが形成されるためには (3) が不安定でなくてなならず, そのため (9) の根 σ の少なくともひとつが $\mathrm{Re}\,\sigma > 0$ をみたさなくてはならない. その条件は

$$(Dk^2 + \epsilon)(k^2 + \beta) - \alpha\nu k^2 < 0 \tag{11}$$

であることを注意しておく.

4 先端部分の振動

先端部分の振動を見るために, 先端部分の進行速度 v に対して, $x = vt$ をみたす点に着目する. よって, t の関数

$$g(vt, t) = \int_{-\infty}^{\infty} A(k) \exp(s(k)t) dk \tag{12}$$

を調べる. ただし,

$$s(k) = ivk + \sigma(k^2) \tag{13}$$

である. 最急勾配法によると,

$$\frac{ds(k)}{dk} = 0 \tag{14}$$

の根 k で $\mathrm{Re}\, s(k)$ を最大にするものを k^* とおくと, 十分に大きな t に対して

$$g(vt, t) \sim iA(k^*) \sqrt{\frac{2\pi}{ts''(k^*)}} \exp(ts(k^*)) \tag{15}$$

が成り立つ. この式の角速度 $\mathrm{Im}\, s(k^*)$ と速度 v に着目すれば, 先端部分の振動により空間に残される波の波長は,

$$\lambda = \frac{2\pi}{\mathrm{Re}\, k^* + \mathrm{Im}\, (\sigma(k^*)/v)} \tag{16}$$

となる. これがスポットの間隔である.

5 2 次関数による σ の近似

$\sigma(k^2)$ が複雑な形をしているので, ここでは $\sigma(\kappa)$ (ただし, $\kappa = k^2$) を 2 次方程式

$$\sigma_1(\kappa) = -a(\kappa - k_0^2)^2 + \sigma_0, \tag{17}$$

で近似し, σ の代わりに σ_1 を用いる.

$\sigma(\kappa)$ と $\sigma_1(\kappa)$ が頂点を共有し, さらに頂点における 2 次微分係数が一致するとすると, k_0, σ_0, a を方程式系のパラメータを用いて以下のように表すことができる.

$$k_0^2 = \frac{-D\{2\alpha\nu - (D-1)(\beta - \varepsilon)\} \pm \sqrt{\alpha\nu D(D+1)^2\{\alpha\nu - (D-1)(\beta - \varepsilon)\}}}{D(D-1)^2}, \tag{18}$$

$$\sigma_0 = \frac{\alpha\nu - D\beta - \varepsilon}{D+1} - \frac{2D}{D+1} k_0^2, \tag{19}$$

$$a = \frac{D}{2\sigma_0 + k_0^2(D+1) + \varepsilon + \beta}. \tag{20}$$

なお, (11) が正の k^2 に対して成立するという条件から, 根号の中の式が正であることが保証される.

以下の項では, スポット間隔を k_0, σ_0, a を用いて表すが, (18), (19), (20) を用いると, これを方程式系のパラメータを用いて記述することができる.

6 スポット間隔の評価

$k = x + iy$ とおくと, (17) は

$$\begin{aligned}\sigma_1(k^2) = -ax^4 + 6ax^2y^2 - ay^4 + 2ak_0^2x^2 - 2ak_0^2y^2 - ak_0^4 + \sigma_0 \\ + i(-4ax^3y + 4axy^3 + 4ak_0^2xy)\end{aligned} \tag{21}$$

となる. $s_1(k) = ikv + \sigma_1(k^2)$ とおき, (13) の代わりに用いよう. すると, (17) より

$$\begin{aligned}\frac{ds_1}{dk} &= iv - 4ak^3 + 4ak_0^2k \\ &= -4ax^3 + 12axy^2 + 4ak_0^2x + i(-12ax^2y + 4ay^3 + 4ak_0^2y + v)\end{aligned}$$

となる. $k^* = x^* + iy^*$ を $ds_1(k)/dk = 0$ の根で $\mathrm{Re}\, s_1(k)$ を最大にするものとする. すると上式は,

$$x^*(x^{*2} - 3y^{*2} - k_0^2) = 0, \tag{22}$$

$$-12ax^{*2}y^* + 4ay^{*3} + 4ak_0^2y^* + v = 0 \tag{23}$$

となる.

今, 定めなければならない変数は, x^*, y^*, v の 3 つである. そこで (22), (23) に加えて, もうひとつの条件として, marginal stabilty ([3])

$$\mathrm{Re}\, s_1(k^*) = 0 \tag{24}$$

を追加する. なお, (24) が成り立っていることは, 数値シミュレーションにより分かっている.

(22), (23), (24) より,

$$v = 8ay^*(x^{*2} + y^{*2}), \tag{25}$$

$$x^{*2} = \frac{3ak_0^2 + \sqrt{a^2k_0^4 + 6a\sigma_0}}{4a}, \tag{26}$$

$$y^{*2} = \frac{-ak_0^2 + \sqrt{a^2k_0^4 + 6a\sigma_0}}{12a} \tag{27}$$

を得る.

さて, (21), (22), (25) および (16) より, スポット間隔

$$\lambda = \frac{2\pi(x^{*2} + y^{*2})}{x^{*3}} \tag{28}$$

を得る. これに (26), (27) を用いることにより, a, k_0, σ_0 を用いた式を得る.

7 数値解との比較

川崎, 重定 [1] において用いられたパラメータ値

$$D = 0.1,\ \varepsilon = 0.39,\ \gamma = 2.0,\ \alpha = 20.0,\ \beta = 10.0 \tag{29}$$

に対して, 我々の解析によるスポット間隔は 1.60 となった. 一方で数値解におけるスポット間隔は 1.83 となった. この他のパラメータにおける結果の例を表 1 に示す. 非線型性が弱いほど結果が正確であることがわかる.

γ の値	1.2	1.4	1.6	1.8	2.0
数値解による間隔	2.38	2.15	2.02	1.92	1.83
(28) による結果	2.25	2.00	1.83	1.70	1.60
誤差 (%)	5.46	6.98	9.41	11.5	12.6

表 1: 異なる γ の値に対する結果. γ 以外のパラメータ値は (29).

参考文献

[1] 川崎廣吉, 重定南奈子. バクテリアのコロニー・パターン形成のモデル. 数理解析研究所講究録 Mathematical Topic in Biology, pp. 176–187, 1993.

[2] Susumu Miyata and Toru Sasaki. Asymptotic analysis of chemotactic model of bacteria colonies. *submitted to Mathematical Biosciences.*

[3] M. R. Myerscough and J. D. Murray. Analysis of propagating pattern in a chemotaxis system. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 54, pp. 77–94, 1992.